Über die Spermio- und Oogenese der Sclerostomum-Arten des Pferdes unter besonderer Berücksichtigung der Heterochromosomenforschung.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Von

Kurt Kühtz

aus Berlin.

Tag der Promotion: 14. Oktober 1913.

406

Referenten:

Professor Dr. F. E. Schulze.
Professor Dr. Branca.

Mit Genehmigung der hohen Fakultät kommt hier nur ein Teil der ganzen Arbeit ohne Abbildungen zum Abdruck. Die ganze Arbeit mit Tafeln wird erscheinen im Archiv für Mikroskopische Anatomie 1913.

VERLAG H. LONYS
Berlin W. 57, Bülowstraße 84

Einleitung.

Die zahlreichen Arbeiten, die seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte der Nematoden erschienen sind und die durch die Erforschung der feinsten chromatischen Details bei den in der Entstehung begriffenen Geschlechtszellen so überaus interessante Resultate von größter Tragweite gezeitigt haben, lassen eine abermalige Bearbeiung der Spermio- und Oogenese eines Nematoden a priori vielleicht als wenig lohnend und Erfolg versprechend erscheinen.

Da jedoch der bei weitem größte Teil der Autoren sein Interesse dem durch die erfolgreichen Untersuchungen van Benedens, O. Hertwigs und Boveris geradezu zu einem klassischen Untersuchungsobjekt gewordenen Ascaris megalocephala zugewandt hat, so rief nicht allein der Mangel an weiterem Vergleichungsmaterial als besonders die epochemachende Entdeckung eines sogenannten Geschlechts- oder Heterochromosoms bei Arthropoden durch Mc. Clung, Montgomery und Wilson und die Beobachtungen Boveris und seiner Schüler, daß gleiche oder ähnliche Verhältnisse auch bei Nematoden vorlägen, zu einer erneuten Bearbeitung der Spermio- und Oogenese an anderen Nematoden unter besonderer Berücksichtigung dieses neuen Gesichtspunktes.

Durch Herrn Geheimrat O. Hertwig wurde ich auf die gerade erschienene Arbeit Gulicks aus dem Würzburger Zoologischen Institut aufmerksam gemacht, dem es als ersten gelungen war, den vollständigen Kreislauf eines Geschlechtschromosoms bei einigen Nematoden lückenlos festzustellen.

Es sei mir vergönnt an dieser Stelle Herrn Geheimrat Hertwig sowie Herrn Professor Dr. R. Krause für die mannigfachen Anregungen und das stete Interesse, das sie meiner Arbeit jederzeit in liebenswürdigster Weise entgegenbrachten, meinen aufrichtigsten Dank auszudrücken.

Dem berechtigten Gedanken Herrn Geheimrat Hertwigs folgend, daß die so bemerkenswerte Arbeit Gulicks einer möglichst baldigen Nachuntersuchung bedürfe, prüfte ich zuerst einen Teil derselben auf ihre Richtigkeit und zwar wählte ich aus dem von Gulick benutzten Material Strongylus paradoxus, da dieser Parasit jederzeit reichlich in Schweinelungen anzutreffen ist.

Ich will hier nur ganz kurz bemerken, daß sich meine Untersuchungen hauptsächlich auf die Spermiogenese beschränkten und daß ich insoweit die Angaben Gulicks sowohl hinsichtlich der Chromosomenzahl als auch betreffs der ungleichen I. Reifeteilung nur bestätigen kann.

Da ich jedoch das Material wegen der großen Kleinheit der Chromosomen keineswegs für das geeignetste bei der Erforschung so feiner Details hielt, wandte ich meine Aufmerksamkeit bald den im Pferdedarm schmarotzenden Sclerostomiden zu.

Bevor ich jedoch in medias res gehe, möchte ich nicht versäumen, Herrn Professor Dr. Poll, der mich auf diese hinsichtlich der Spermio- und Oogenese überhaupt noch nicht untersuchte Nematodengattung aufmerksam machte, für diesen freundlichen Hinweis meinen besten Dank zu sagen.

Das Material.

Wie schon oben erwähnt, wählte ich für meine Untersuchungen die in geschlechtsreifem Zustand im Coecum und Colon des Pferdes und Esels schmarotzenden Sclerostomiden. Da die einzelnen Spezies jedoch nur zeitweilig im Darm anzutreffen sind, so dehnte ich meine Beobachtungen über ein ganzes Jahr aus.

Auf eine historische Zusammenstellung der Arbeiten, die uns über das Vorkommen und die Morphologie dieser Familie unterrichten, kann ich Verzicht leisten, denn wir besitzen durch die Dissertation Pöppels schon einen bis zum Jahre 1897 reichenden, umfassenden Literaturnachweis.

Ich kann mich daher auf die letzten 15 Jahre beschränken und werde nur kurz frühere Arbeiten streifen, um die zahlreichen Synonyma, mit denen unsere Parasiten belegt worden sind, zur allgemeinen Orientierung hervorzuheben.

Während von älteren Autoren wie Mehlis, Dujardin, Anton Schneider und Zürn nur zwei Spezies, nämlich Strongylus s. Sclerostomum (armatum) equinum und tetracanthum morphologisch eingehend beschrieben worden sind, die sich schon rein äußerlich durch ihre Größe unterscheiden lassen sollten, hat Ende der neunziger Jahre des vorigen Jahrhunderts eine weitere Aufspaltung der Arten stattgefunden.

Pöppel war 1897 der erste, der erkannte, daß Sclerostonum armatum (Rud.) keine einheitliche Spezies darstelle und teilte sie, indem er auf den alten Namen Strongylus wieder zurückgriff, in Strongylus armatus und Strongylus neglectus nov. spec.

Looß, der seine Untersuchungen 1900 in Aegypten anstellte, spaltete von Sclerostonum armatum (Rud.) abermals eine neue Spezies Sclerostonum edentatum ab. Er wählte als Gattungsnamen wieder Sclerostonum, verwarf aber außerdem die von Pöppel gegebene Speziesbenennung mit folgender Begründung: „Es erhellt nun bereits aus den Größenverhältnissen der beiden Arten ohne weiteres, daß die letztere, die von Pöppel als nov. spec. betrachtet wurde, dem Strongylus armatus Rudolphis entspricht, denn diese soll nach Rudolphi selbst 2—3 Zoll messen; diese Form hätte also den alten Namen Rudolphis zu behalten, wenn dieser seinerseits nicht wieder zu Gunsten des noch älteren equinum zu fallen hätte". Pöppels armatus dagegen entspricht den Proles Rudolphis und erhält die neue Speziesbezeichnung Sclerostomum vulgare. Von diesen drei Arten trennte Looß ferner Sclerostomum tetracanthum völlig

ab und verweist diese Spezies wegen der andersartigen Mundkapselbildung in die von Molin aufgestellte Familie der Cyathostomiden. Nach seinen Angaben läßt sich Cyathostomum tetracanthum mindestens wieder in acht Spezies, vielleicht teilweise auch nur Varietäten teilen. Seine Beobachtungen sind jedoch, wie gesagt, in Aegypten gemacht und bedürfen für Deutschland noch einer näheren Prüfung.

Zu gleicher Zeit werden durch die eingehenden Untersuchungen von Haase, Olt und Sticker die komplizierten biologischen Verhältnisse der Sclerostomiden — ihr periodisches Auftreten in den Gekrösarterien als Larven und als geschlechtsreife Tiere im Darm — aufgedeckt und Sticker ist es auch, der 1901 wiederum neue Speziesnamen gibt; und zwar unterscheidet er in einer Abhandlung Sclerostomum armatum majus und minus, die er einmal als Arten, einmal als Varietäten bezeichnet, während er über Strongylus neglectus Pöp. kein Urteil zu fällen wagt. Eine gleiche Einteilung in majus und minus läßt er Sclerostomum tetracanthum widerfahren. In einer anderen Arbeit, die gleichfalls 1901 erschien und die sich den Untersuchungen von Looß anlehnt, gibt Sticker abermals neue Namen, indem er unterscheidet Sclerostomum edentatum, bidentatum und quadridentatum entsprechend den drei Spezies Looß'.

1910 schließlich bestätigt O. Martin das Vorkommen von Sclerostomum edentatum Looß in Hamburg und führt noch eine reichliche Literatur auf, aus der mehr oder minder klar hervorgeht, daß Sclerostomum edentatum auch anderwärts in Deutschland beobachtet worden ist.

Sticker gibt am Ende seiner Arbeit an, daß man die geschlechtsreifen Würmer von Dezember bis Juli im Darm des Pferdes fände, wobei sich freilich die Angabe betreffs des Julis nur auf eine einzige Beobachtung stütze.

Ich kann seine Statistik im großen und ganzen bestätigen, wenn ich nur Sclerostomum equinum Looß und vulgare Looß berücksichtige, obwohl ich auch hier schon am 21. November Pärchen in copula fand. Sclerostomum edentatum Looß konnte

ich dagegen wie Martin auch in anderen Monaten beobachten. Es ist somit höchst auffällig, daß Sticker, obgleich er bei der Aufstellung seiner Statistik den Unterschied zwischen equinum und edentatum noch nicht kannte, von August bis Dezember „keine Darmwürmer" dieser Gattung beobachtet haben will.

Da ich die drei größeren hier in Deutschland vorkommenden Arten zur Bearbeitung meines Themas heranzog und nicht einmal betreffs der Zellgröße so durchgreifende Unterschiede fand, die eine getrennte Besprechung lohnend erscheinen ließen, so werde ich im Verlauf der Arbeit allgemein nur von Sclerostomum reden und nur an denjenigen Stellen, wo sich Arteigentümlichkeiten offenbaren, die Speziesbezeichnungen nach Looß hervorheben.

Die Behandlung des Materials.

Die Behandlung des Materials stößt auf mancherlei Schwierigkeiten, und ich sehe mich daher gezwungen, etwas genauer darauf einzugehen, als es sonst üblich ist.

Von frisch geschlachteten Pferden wurde das Coecum und Colon rasch geöffnet und die an der Darmwand festgesaugten Sclerostomiden vorsichtig abgezogen. Bleibt der Darm erst längere Zeit liegen und kühlt ab, so lassen die Würmer selbst los und werden dann im Darminhalt schwimmend gefunden. Hierauf macht schon Olt aufmerksam und es zeigt dies, wie empfindlich diese Parasiten auf Temperaturschwankungen reagieren. Stärkere Abkühlungen rufen nicht allein Schrumpfungen der zarten Geschlechtsorgane hervor, sondern führen sogar zu Unregelmäßigkeiten bei der Befruchtung der Eier, die ich später noch eingehend zu schildern haben werde.

Da ich das Material nicht an Ort und Stelle fixieren konnte, verwandte ich mit bestem Erfolge ein Thermophor, das mit dem warmen, flüssigen Darminhalt gefüllt wurde. Hierin lebten die Parasiten, im Thermostaten auf 35° gehalten, bis zu 2 Tagen. Nach dieser Zeit gehen sie wahrscheinlich an Nahrungsmangel

zu Grunde, denn der sonst von aufgesogenem Blut rot gefärbte Darm erscheint hellgelb und völlig leer.

Die von Pöppel angegebene Methode, die Würmer in 0,75 prozentiger Kochsalzlösung bei Zimmertemperatur zu halten, erscheint mir nicht empfehlenswert, da sie zu wenig den natürlichen Lebensbedingungen der Parasiten entspricht.

Da die Cuticula sehr dick ist, so muß sie unter allen Umständen entfernt werden und zwar gleich von Anfang an, da das Material nach der Fixation brüchig wird. Die von Gulick angewandte Methode, die Genitalorgane vermittels einer kleinen Kautschukwalze herauszupressen, versagt hier jedoch besonders bei Sclerostomum edentatum und equinum gänzlich. Denn der Darm und die Genitalorgane sind durch ein dichtes, wenngleich feines Mesenterialgewebe mit dem Hautmuskelschlauch innig verbunden und lösen sich selbst bei wiederholtem Walzen nur teilweise ab; auch halte ich die Manipulation im allgemeinen nicht für ganz einwandfrei, denn die zarten Geschlechtsorgane müssen hierbei zweifellos stark beschädigt werden.

Ich steckte daher die Würmer mit je einem Igelstachel durch Kopf und Schwanz auf Wachsplatten fest, ohne Kochsalzlösung oder dergl. hinzuzusetzen. Erstere ist jedenfalls ungeeignet, denn ich konnte häufig das Platzen befruchtungsreifer Eier unter dem Mikroskop beobachten. Waren die Würmer aufgesteckt und dabei zugleich etwas gestreckt worden, so stach ich vorsichtig mit einem besonders feinen Skalpell — ich benutzte hierzu ein Augenoperationsmesser nach Gräfe — in die Cuticula hinein und zwar dicht neben einer der durchschimmernden Seitenlinien. Es erwies sich als praktisch vom Kopf aus gegen den Schwanz hin unter möglichst horizontaler Haltung der Messerscheide zu schlitzen und es gelang dann gewöhnlich nach einiger Uebung, den ganzen Cuticular- und Hautmuskelschlauch in einem Zuge zu öffnen. War dies geschehen, so wurde der eine Rand des Schlauches mit einem Igelstachel in der Mitte festgeheftet, der Darm am Hinterende durchschnitten und nun mit den daranhängenden Geschlechtsorganen über den freien Rand vermittels flachgehaltenen Skalpells hinübergeschoben.

Sodann wurde der Hautmuskelschlauch in Höhe des Oesophagus durchtrennt, so daß nach der Fixation vermittels der Mundkapsel eine Speziesbestimmung leicht erfolgen konnte. Beim Weibchen hat man noch die Vagina zu durchschneiden, doch dauert die ganze Operation kaum eine Minute. Der Darm bleibt während der ganzen weiteren Behandlung erhalten und dient zugleich als Stütze der sehr feinen Geschlechtsröhren. Wie schon aus Zürns Figuren zu ersehen, ist die Hodenröhre und ihr Ausführungsgang ein gewundener Schlauch und verläuft so, daß ihr blindes Ende in die Nähe des ductus ejaculatorius zu liegen kommt.

Meine Untersuchungen stellte ich teils an lebendem Material, teils an Ausstrichen, die in Osmiumsäuredämpfen fixiert wurden, zum größten Teil aber an Schnittpräparaten an.

Als Fixationsflüssigkeiten wurden hierzu gebraucht: Zenker und Flemming[1]) sowie Carnoy, Pikrinsublimateisessig, Helly (Müllersche Flüssigkeit 50 ccm + 2½ g Sublimat heiß zugesetzt + 5 ccm Formalin 40 prozentig) und Bouin (75 T. conz. wässrige Pikrinsäure, 20 T. 40 prozentiges Formalin und 5 T. Eisessig). Erstere beiden besonders für die Untersuchung der Chromatinveränderungen in den Mitosen der Männchen; bei reifen Eiern versagten jedoch beide ihren Dienst, denn diese enthalten einerseits zu viele sich durch Osmiumsäure stark färbende Bestandteile, andererseits werden die winzigen Mitosen bei der Bildung der Richtungskörper durch das Sublimat verklumpt und lassen keine distinktive Färbung zu. Ich möchte hier besonders auf die Bouinsche Flüssigkeit aufmerksam machen, mit der ich bei den so schwer zu fixierenden Eiern vorzügliche Resultate erzielte.

Die weitere Behandlung des Materials verlief nach der gewöhnlichen, genügend bekannten Methode, indem die Objekte durch die Alkoholstufen über Chloroform, Chloroform-Paraffin (aa.) in Paraffin gebracht wurden. In Chloroform-Paraffin wur-

1) Flemming 15 Teile 1% Chromsäure, 4 Teile 2% Osminumsäure, 1 Teil Eisessig.

den die Objekte über Nacht bei 35° gelassen, während ich das heiße Paraffin von 58° nicht länger als 2 Stunden einwirken ließ.

Von Färbemethoden kam Heidenhain, Safranin, Böhmers Haematoxylin und Haemalaun sowie an Ausstrichen Giemsa- und May-Grünwald-Lösungen mit Erfolg zur Anwendung. Die besten Ergebnisse erzielte ich aber vor allen Dingen bei nach Bouin fixiertem Material mit der Gramschen Färbung[2]), die nach meiner Meinung noch viel zu wenig bei Chromatinuntersuchungen in Mitosen angewandt wird. Es wundert mich dies um so mehr, als Flemming selbst schon gesagt hat: „Gentianaviolett gibt bei ganz derselben Anwendung wie Safranin an Chromsäurepräparaten fast noch schönere und schärfere Kerntinktionen wie dies". Jedenfalls ist die Färbung auch bei Pikrinsäurepräparaten schärfer als die Heidenhainsche und bringt eine bedeutende Zeitersparnis mit sich, wenngleich ich bei Flemming-Material die Farbe etwas länger einwirken lassen mußte.

Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsprodukte.

a) Die Keimzone.

Ein Längsschnitt durch das blinde Ende der Hodenröhre bietet im großen und ganzen das gleiche Bild, das bisher von allen anderen untersuchten Nematoden beschrieben worden ist.

Den Abschluß bildet eine umfangreiche Zelle mit großem, bald ellipsoidisch, bald wurstförmigem Kern, der einen bläschenförmigen, glänzenden Nucleolus aufweist. Von Strubell ist

---

2) Zur Gramschen Färbung benutzt man 2 Lösungen:
a) 1 g Gentianaviolett aufgelöst in 40 ccm 95% Alkohol + 5 ccm Anilin und aufgefüllt mit aq. d. auf 300 ccm.
b) 1 g Jod aufgelöst in 2 g Jodkaliumlösung aufgefüllt mit aq. d. auf 300.
Die Schnitte werden horizontal liegend 1 Min. mit a gefärbt, kurz mit aq. d. abgespült, 1 Min. mit b gefärbt, dann 15 Sek. differenziert in 95% Alkohol 5 Sek. in abs. Alkohol, dann in Xylol.

diese Zelle bei Heterodera schachtii schon mit Recht als ein Analogon der Schneiderschen Terminalzelle bezeichnet worden.

An diese Zelle schließen sich nun zahlreiche kuglige Kerne an, die in einer plasmatischen Grundmasse ruhen und somit das schon mehrfach beschriebene Syncytium darstellen.

Die feineren Vorgänge bei der Spermiogonienteilung sind außerordentlich schwer zu erkennen, denn die Kerne sind im Verhältnis zu der sich ausbildenden Chromosomenzahl recht klein. Immerhin vermochte ich an den äußersten, größeren Ursamenkernen einige regelmäßig auftretende Chromatinveränderungen festzustellen.

In den, wie schon erwähnt, kugligen Kernen findet man das gesamte Chromatin in Brocken von unregelmäßiger Gestalt und etwas differenter Größe stets peripher gelegen, gewissermaßen der Kernmembran von innen angeklebt. Dieser Eindruck wird besonders durch den Mangel oder genauer gesagt durch das kaum sichtbar zu machende Liningerüst hervorgerufen. Bei den meisten Fixations und Färbmethoden ist es überhaupt nicht nachweisbar, nur an Flemmingmaterial, das mit Eisenhaematoxylin-Eosin gefärbt worden war, sowie an Bouinmaterial bei Gramscher Färbung zeigte sich ein feiner, blasser achromatischer Faden, auf dem die Chromatinbrocken ruhten.

Die Chromatinbrocken strecken sich nun ein wenig und werden zu kurzen, dicken Chromatinstäbchen, die ihrerseits bald in bedeutend zartere, etwas geschlängelte Fäden übergehen, wodurch das von Struckmann und anderen beschriebene Stadium erreicht wird; es scheint dasselbe jedoch nur zu Beginn der Hodenröhre vorzukommen und bei den späteren Kernteilungen der Keimzone unterdrückt zu werden.

Hiermit haben die Chromosomen — denn als solche müssen wir sie von jetzt ab zweifellos bezeichnen — ihre größte Länge aber nicht ihre endgültige Gestalt erreicht; vielmehr werden jetzt die gleichen Entwicklungsphasen aber in entgegengesetzter Richtung durchlaufen.

Die Chromatinfäden, die infolge ihrer Länge nicht mehr ausschließlich peripher gelagert sind, sondern auch teilweise

durch das Kerninnere hindurchziehen, werden jetzt zu gebogenen, schließlich geraden Stäbchen und beginnen sich einerseits wieder zu verkürzen und zu verdicken, andererseits macht sich auch eine Anordnung nach einem bestimmten Prinzip bemerkbar, indem sie sich allmählich einander ihrer Längsachse parallel zu lagern suchen. Zu gleicher Zeit macht sich eine seichte mediane Querfurche bemerkbar, die auf die bevorstehende Teilung hinweist.

Eine Kernmembran konnte ich bei diesem Stadium nicht mehr nachweisen, vielmehr lagen die Chromosomen in einem helleren Hof des gemeinsamen Zellplasmas. Es ist jedoch wohl möglich, daß die Kernmembran erst später oder sogar früher verschwindet, denn da sie niemals recht deutlich hervortritt, so ist eine Täuschung wohl denkbar.

Haben die Chromosomen sich so weit verkürzt, daß sie nur noch aus zwei dicht aneinanderliegenden Kügelchen bestehen, einem Biskuit vergleichbar, so haben sie sich auch schon in einer Aequatorialplatte angeordnet, die bei einer Polansicht elf Chromosomen aufweist.

Die stark verkürzten Chromosomen konnte ich nur in wenigen Fällen deutlich beobachten und es ist dies vielleicht ein Stadium, das sehr schnell durchlaufen wird. Die Form der weit häufiger vorkommenden Spindeln ließ jedoch von vornherein eine derartige Verkürzung der Chromosomen vermuten. Fällt nämlich die Spindelachse mit der Schnittebene zusammen, so sieht man eine zierliche, wenig gestreckte Spindel, deren Spindelfäden bei Safraninfärbung schwach-rot tingiert sind, bei der Gramschen Färbung aber besonders an Flemming-material sehr gut hervortreten und an den Polen winzige Centrosomen aufweisen. Im Aequator dagegen findet man eine stark gefärbte, scheinbar kompakte Platte, die häufig einen feinen Längsspalt zeigt, d. h. in diesem Falle sieht man zwei übereinanderliegende Scheiben. Jede Scheibe aber ist nichts anderes als die Summe der eben gebildeten Tochterchromosomen.

Aus vorangegangener Schilderung ist ersichtlich, daß die einzige Möglichkeit der Chromosomenzählung in den Prophasen

oder in den Metaphasen bei Polansicht liegt; es schließt sich also Sclerostomum ganz den bei Ascaris canis, Strongylus filaria und neuerdings von Mulsow bei Ancyracanhus cystidicola beschriebenen Verhältnissen an.

Nun aber nochmals zurück zur Chromosomenzahl selbst. Wie gesagt werden in den Spermiogonien elf Chromosomen gebildet, und es ist daher bei Berücksichtigung der Verhältnisse, die wir säter beim Weibchen kennen lernen werden, von vornherein zu vermuten, daß es in der Teilzone zu einer Heterokinese kommen wird, da eins der elf Chromosomen ein Monosom im Sinne Montgomerys oder ein Idiochromosom nach der Wilsonschen Bezeichnung ist.

Gulick, der bei Heterakis vesicularis ähnliche Verhältnisse aufdeckte, indem er neun Chromosomen beobachtete, sagt hierzu: „Es wäre theoretisch zu erwarten, daß eins von diesen Chromosomen sich von den acht anderen als unpaares Heterochromosoma oder Idiochromosoma erkennbar unterscheide, und es ist nicht unmöglich, daß wir es in dem größten Chromosoma der Aequatorialplatte zu erkennen haben; aber ich halte es für gewagt, geringen Größenunterschieden bei so kleinen Chromosomen viel Bedeutung zuzuschreiben."

Ich stimme dieser Aeußerung vollkommen bei und möchte nur noch hervorheben, daß mir bei Sclerostomum in diesen Stadien auch nicht der geringste Größenunterschied aufgefallen ist, immerhin beschränken sich meine Beobachtungen nur auf eine kleine Zahl genügend klarer Bilder.

Den oben geschilderten Umwandlungsprozeß muß die Descendenz der Ursamenkerne mehrmals durchlaufen, das läßt sich ohne weiteres einerseits aus der Anzahl der Kerne am Ende der Keimzone, andererseits aus den überall sporadisch auftretenden Mitosen schließen. Wieviel der Teilungen etwa vorliegen und was der Grund des schließlichen Aufhörens derselben ist, dafür lassen sich keinerlei Anhaltspunkte finden; die Frage ist auch, soweit mir bekannt, von keinem Forscher berührt worden.

b) Die Wachstumszone.

Beim Eintritt in die Wachstumszone hat der Kern seine geringste kuglige Größe und zwar ist er etwa halb so groß wie zu Anfang der Keimzone. Es lagern hier auf einem Querschnitt etwa 8—9 Kerne auf einem Radius, das ist die höchste Zahl, die je erreicht wird.

Eine strenge Grenze zwischen Keim- und Wachstumszone existiert allerdings nicht und die einzige wegen ihrer schlechten Sichtbarkeit aber gleichfalls nicht durchgreifende Erscheinung ist das Auftreten von Zellgrenzen zwischen den Kernen.

Erst von hier ab können wir also von Geschlechtszellen reden, in deren Kernen wir zahlreiche Chromatinbröckchen finden und außerdem einen größeren runden und einen schwach gestreckten Körper, d. h. das I. Nucleolusstadium Gulicks.

In der Wachstumszone hat Gulick bei Heterakis vesicularis drei typische Stadien unterschieden. Inwieweit ich ähnliche Verhältnisse auch bei Sclerostomum fand, werden wir im weiteren Verlauf der Darstellung sehen, zuerst möge hier die diesbezügliche Stelle Gulicks folgen: „Zwischen der letzten Spermatogonienteilung und dem Zeitpunkt, in dem die Tetraden deutlich zum Vorschein kommen, sind drei Hauptstadien zu unterscheiden, nämlich 1. ein erstes Nucleolusstadium, 2. ein Spiremstadium und 3. ein zweites Nucleolusstadium. Die Bezeichnung Nucleolusstadium ist hier rein descriptiv. Wir werden sehen, daß der „Nucleolus" im dritten Stadium und vermutlich im ersten eigentlich ein kompakt bleibendes Chromosoma, ein „Chromosomnucleolus" ist."

Wir haben also in den oben beschriebenen Kernen zweifellos das erste Nucleolusstadium Gulicks vor uns, wobei der etwas gestrecktere Chromatinkörper dem „Chromosomnucleolus" entsprechen dürfte.

Eine weitere Gegenüberstellung meiner Bilder mit denjenigen Gulicks scheitert jedoch daran, daß das Charakteristikum, nämlich das Auftreten, Verschwinden und abermalige Auftauchen eines Nucleolus bei Sclerostomum nicht vorhanden

ist. Auch hier können wir in der weiteren Entwicklung drei oder sogar vier Phasen unterscheiden, aber stets werden wir in ihnen mehr oder minder deutlich 1—2 Nucleolen finden; die Stadien gehen zwar alle ohne scharfe Grenzen ineinander über, zeigen jedoch im Höhepunkt ihrer Ausbildung stark in die Augen fallende Unterschiede.

Die dem ersten Stadium folgende Phase ist durch die allgemeine Gestaltveränderung des Kernes gekennzeichnet. Derselbe nimmt eine ovale Form an und lagert sich stets so, daß seine Hauptachse mit den Transversalachsen der Hodenröhre zusammenfällt. Seine Chromatinbröckchen treten dicht an die Kernmembran, wodurch letztere fast unsichtbar wird und außerdem tingieren sie sich nicht mehr scharf, sondern beginnen klumpig zu werden. Hierdurch treten die beiden Nucleolen in den Hintergrund, lassen sich aber meist noch nachweisen.

Es folgt nun eine weitere Verklumpung des Chromatins, das jetzt einen mehr kompakten Eindruck macht und sich zu einem zackigen, unregelmäßigen Gebilde verwandelt, wodurch die ovale Gestalt des Kernes unterdrückt wird. Denn die Kernmembran, die, wie oben erwähnt, mit dem Chromatin in engen Kontakt trat, ist verschwunden oder besser gesagt, unsichtbar geworden, indem sie den Chromatinbröckchen dicht aufliegt.

Wir haben somit zweifellos das von Brauer, Tretjakoff, Mulsow und anderen stets beschriebene Synapsisstadium vor uns, freilich mit dem auffälligen Unterschied einer nicht nachweisbaren Kernmembran.

Ich möchte hier ein weiteres, wiederum hauptsächlich durch die äußere Kerngestalt gekennzeichnetes Stadium einschalten, das ich „gestrecktes Knäulstadium" nennen werde, um durch eine Bezeichnung wie „Spindelstadium" nicht zu Verwechselungen Anlaß zu geben. Es ist durch folgende Eigentümlichkeiten charakterisiert.

Aus dem Chromatinklumpen entwickelt sich mit der Zeit wieder ein ovaler Kern, der aber bald zu einem langgestreckten Körper ausgezogen wird und etwa 3—4 mal so lang als dick ist. Die Kernmembran ist währenddessen wieder sichtbar geworden

und die dicht unter ihr liegenden Chromatinbrocken, die durch einen achromatischen Faden verbunden sind, wie wir dies nun schon mehrfach kennen gelernt haben, wölben sich ins Cytoplasma vor, so daß der ganze Kern gleichsam mit kleinen Warzen versehen ist.

Der Uebergang aus diesem Stadium in das sogenannte „II. Nucleolus-" oder letzte Stadium der Wachstumszone ist auch bei Sclerostomum ein ganz allmählicher und nimmt überhaupt den größten Teil derselben in Anspruch. Wie schon hervorgehoben, verliert ja für mich die Bezeichnung „I. und II. Nucleolusstadium" vollkommen an charakterisierendem Wert, da ich auch in den Zwischenstadien die Nucleoli beobachten konnte, immerhin mag diese Benennung entsprechend der Gulickschen gestattet sein, wenn man nicht den allgemeinen Begriffen: Anfangs-, Spirem-, Synapsis-, gestrecktes Knäul- und Endstadium der Wachstumszone den Vorzug geben möchte.

Hand in Hand mit der Kernvergrößerung findet ein Wachstum des Cytoplasmas statt. Es liegen bei einem Querschnitt durch diese Zone nur noch 4—5 Kerne auf einem Radius der Hodenröhre und die Peripherie derselben zeigt languettenartige Einbuchtungen. Eine jede Languette entspricht der Zellgrenze des unter ihr liegenden Kernes. Ebenso treten neben den oben beschriebenen tertiären Rhachislamellen kleine Spalten auf, die nach und nach größer werden und zwischen sich feine Stiele erkennen lassen, mit denen die Spermiogonien der Rhachissäule aufsitzen.

Sobald sich die Zahl der auf einem Radius liegenden Spermiogonienkerne bis auf drei vermindert hat, lassen sich häufig schon dünne Stiele bis zu den an der Peripherie lagernden Kernen nachweisen und wir haben dann die schon mehrfach beschriebenen keulenförmigen Spermiogonienzellen vor uns.

Indem nun die Kerne weiter anschwellen und sich allmählich wieder der Kugelform nähern, werden einerseits die Keulenenden dicker und massiger, andererseits verkürzt sich der Keu-

lenstiel, sodaß die Geschlechtszellen schließlich fast rechteckig sind und der Rhachis mit breiter Basis aufsitzen.

Hiermit ist aber die Grenze zwischen Wachstums- und Reifezone erreicht, und wir müssen von nun ab die Geschlechtszellen als Spermiocyten bezeichnen und die folgenden Chromatinveränderungen ihrer Kerne als Prophasen für die I. Reifeteilung ansprechen.

c) Die Reifezone.

An den jungen Spermiocyten machen sich bald weitere Veränderungen bemerkbar, indem sie einerseits durch den gegenseitigen Druck eine polygonale Gestalt annehmen, andererseits gehen an den Chromatinbrocken der Kerne die gleichen Vorgänge von statten, wie wir sie an denjenigen der Keimzone kennen gelernt haben. Auch jetzt entstehen erst wieder feinere, längere Chromosomen, die sich durch ihr zackiges Aussehen und ihre Windungen auszeichnen; bevor es jedoch zur typischen Tetradenbildung kommt, können wir mit Schleip sagen „machen die Chromosomen offenbar recht merkwürdige Gestaltsveränderungen durch, doch sind alle diese Chromosomenformen bekanntlich schon oft gefunden und beschrieben worden."

Ich kann mich daher kurz fassen; die fadenförmigen Chromosomen werden allmählich kompakter, verlieren ihr zackiges Aussehen und sind mehr oder minder stark gebogen. In diesem Stadium stimmen sie mit den von Struckmann Fig. 23 u. 24 für Strongylus filaria abgebildeten überein, ich möchte aber besonders betonen, daß die übrigen Zwischenstadien — nä ich die Ausbildung eines Doppelfadens und dessen spätere Teilung — bei unserem Objekt zum Fortfall kommen.

Die langen, gebogenen Chromosomen strecken sich jetzt etwas und nur ihre Enden weisen noch eine Zeit lang eine schärfere Krümmung auf; zugleich bemerken wir in der Mitte der Chromosomen das Auftreten eines Querspaltes sowie bei günstiger Lagerung auch einen Längsspalt, mit anderen Worten wir haben typische Tetraden vor uns.

Sobald die Tetradenform deutlich zur Ausbildung gelangt ist, wobei sich die Chromosomen etwas verkürzt haben und auch ihre Endenkrümmung verschwunden ist, macht sich unter ihnen eine Anordnung nach einem bestimmten Prinzip bemerkbar. Von den sechs ausgebildeten Chromosomengruppen finden wir nämlich entweder je drei einander parallel gerichtete, die als Ganzes aufgefaßt, gegen einander um 90° gedreht sind oder aber es stehen sogar fünf Gruppen einander parallel, während nur die sechste eine abweichende Stellung einnimmt.

Wird auch häufig diese Anordnung nicht völlig erreicht, so sehen wir doch meist vier Chromosomengruppen einander parallel gerichtet. Schon auf diesem Stadium waren ziemlich deutliche Größenunterschiede zwischen den chromatischen Elementen zu erkennen.

Während der bekannten, jetzt einsetzenden Verkürzung und Verklumpung der Tetraden verlassen sie die Kernmembran, die hiermit zugleich verschwindet und ordnen sich zur Spindel. Auf das Verschwinden des Längsspaltes in den Tetraden ist schon von mehreren Seiten aufmerksam gemacht worden, doch kann ich der Struckmannschen Annahme, „daß das Verschwinden des Längsspaltes während des Teilungsvorganges jedenfalls der auf die plastischen Chromatinmassen einwirkenden Zugkraft der Spindelfasern zuzuschreiben ist", nur schwer beistimmen, denn der Spalt kann längst verschwunden sein, bevor auch nur eine Spur von Spindelfasern nachzuweisen ist, oft sogar schon vor der Auflösung der Kernmembran.

In der Spindel, deren Pole von winzig kleinen Centrosomen eingenommen werden, die bei der Gramschen Färbung graublau bis violett, mit Safranin schwach rosa tingiert werden, stehen die Chromosomen so, daß ihre Längsachsen mit denen der Spindelfasern zusammenfallen, ihre Anordnung zueinander läßt sich jedoch nur in Polansichten erkennen.

In diesen Fällen sehen wir meist 5 in einem Kreise angeordnete Körnchen, Tetradenquerschnitte, die bei nicht zu weit differenzierter Gramscher Färbung herzförmig erscheinen, was wohl auf den verschwommenen Spalt zweier nebeneinander-

liegender Chromosomen zurückzuführen ist. In dem Zentrum des Kreises steht dann jedesmal ein bedeutend feineres Chromosom in Form eines kleineren Körnchens.

Diese Anordnung ist schon von Schleip, Struckmann, Gulick und Mulsow geschildert worden, d. h. überall da, wo in der I. Reifeteilung 6 Chromosomengruppen vorhanden waren, und ich möchte ihr wegen der charakteristischen Form die Bezeichnung „Rosettenstadium" beilegen.

Sowohl aus der ungeraden Chromosomenzahl der Ursamenkerne als auch aus dem Größenunterschied der 6 Spermiocytenchromosomen läßt sich, wie schon angedeuetet, in einer der beiden Reifeteilungen eine Heterokinese im Sinne Gutherz' erwarten, d. h. die Erscheinung, daß in der Mitose 1 Chromosom, nämlich das Mono- oder Heterochromosom, statt in 2 nach verschiedenen Polen auseinanderweichende Teile zu zerfallen, ungeteilt dem einen Pol zuwandert, wobei es sich meist langsamer bewegt und hinter den übrigen Teilstücken der Chromosomen zurückbleibt.

Und in der Tat findet man auch bei Sclerostomum derartige Vorgänge, aber bei weitem nicht in dem Maße, daß man sie als typische Stadien, die von allen Spermiocyten in der I. Reifeteilung durchlaufen werden müssen, ansprechen dürfte. Ich habe verschiedentlich Stadien angetroffen, bei denen die Tochterplatten erst so wenig voneinander gerückt waren, daß man ein zurückbleibendes Chromosomen zweifellos hätte sehen müssen und trotzdem war ein solches auch nicht einmal andeutungsweise vorhanden.

Wir müssen also entweder annehmen, daß die verlangsamte Bewegung bei Geschlechtschromosomen kein allgemeiner, typischer Vorgang ist oder aber wir müssen für den Mangel dieser Erscheinung in unserem Falle ein andere Erklärung finden; ich kann diese jedoch erst abgeben, wenn wir den weiteren Verlauf und die II. Reifeteilung kennen gelernt haben.

Durch die I. Reifeteilung werden also die 5 Tetraden in 10 Dyaden zerlegt, während das Monosom sich höchst wahrscheinlich ungeteilt einer der beiden Tochterplatten anschließt.

Wir haben somit 2 Arten von Tochterplatten zu unterscheiden, nämlich erstens eine solche mit 5 aus je 2 Chromosomen bestehenden Chromosomengruppen und zweitens eine solche mit gleichfalls 5 Chromosomengruppen + 1 Monosom. Die Erkenntnis dieser Tatsache wird aber durch den Umstand erschwert oder sogar unmöglich gemacht, daß die Teilstücke der Tetraden sich während ihrer Wanderung zum Pol dichter aneinanderschließen und somit bei der Polansicht eine kompakte Scheibe darstellen, deren Rand schwach languettiert erscheint — wobei jede Languette einem Chromosom entsprechen dürfte — und deren Zentrum häufig eine hellere Stelle aufweist. Wenn letztere durch den Mangel des Monosoms verursacht würde, so könnte man hieraus sowie aus der Zahl der Languetten auf die Chromosomenzahl der jungen Spermiocyten II. Ordnung schließen, doch liegen die Verhältnisse meist nicht so klar, wie man aus obiger Schilderung vermuten könnte, so lassen z. B. beide Erscheinungen in einem Bilde vereinigt an Klarheit oft zu wünschen übrig.

Aus den Tochterplatten der Spermiocyten I. Ordnung gehen schließlich wieder Spindeln hervor, die sich von denen der I. Reifeteilung allein durch ihre Größe unterscheiden, selbstverständlich abgesehen davon, daß ein Teil 6, der andere Teil 5 Chromosomengruppen aufweist, wie ich dies ja schon in obiger Schilderung angegeben habe. Es liegen also auch bei der II. Reifeteilung die Chromosomengruppen mit ihrer Längsachse in der Richtung der Spindelfasern und zeigen in der Mitte eine Einschnürung, die auf eine abermalige Querteilung hindeutet.

Wir müssen uns daher fragen: Was für Veränderungen haben die bei der I. Reifeteilung auseinanderweichenden, nebeneinanderliegenden Teilstücke der Dyaden durchgemacht, damit sie in der II. Reifeteilung wieder als langgestreckte Chromosomen mit angedeuteter Querteilung auftreten können?

Ich habe diese Umwandlungen leider nicht beobachtet, kann aber unter Berücksichtigung der Verhältnisse, die wir später bei der Ausstoßung der Richtungskörper kennen lernen werden, einen homologen Vorgang auch bei der Reifeteilung der männlichen Geschlechtszellen annehmen, besonders da ja auch

Struckmann schon bei Strongylus filaria gleiche Vorgänge aufgedeckt hat.

Nach seinen Beobachtungen spaltet sich die Dyade schon in der Anaphase der I. Reifeteilung dem anfangs angedeuteten Längsspalt entsprehend auf; „oft ist der Spalt zwar nur als zwei Zipfel erkennbar. Die Hälften der Dyaden weichen nun am einem Ende weiter voneinander und indem sie sich verkürzen, liegen sie nicht mehr mit dem Längsspalt aneinander, sondern sind hintereinander geordnet".

Ebenso müssen sich die Umwandlungen auch bei Sclerostomum abspielen, denn gesetzt den Fall, die Dyaden wanderten unter einer Drehung von 90° in die Aequatorialplatte der II. Reifungsspindel, wie dies schon mehrfach beobachtet worden ist, so könnten die Chromosomen unmöglich fast die gleiche Länge wie die I. Reifeteilung aufweisen.

Ließe sich somit die Form und Stellung der Chromosomen in befriedigender Weise erklären, so stoßen wir in den Anaphasen der II. Reifeteilung abermals auf wider Erwarten vorkommende Verhältnisse; denn wir finden absolut die gleichen Bilder wie bei der I. Reifeteilung, auch hierin wieder deutlich das Zurückbleiben eines Chromosoms. Obwohl also diesmal eine Teilung sämtlicher Chromosomen in gleicher Weise stattfinden sollte, doch eine verschiedenartige Bewegung und zwar in dem Maße, daß die von Gutherz betonte „sozusagen physiologische Breite der Abweichung" bei weitem überschritten war, und wir mit Recht von einer Heterokinese sprechen dürfen.

Wir müssen dementsprechend entweder annehmen, daß die Teilung eines Monosoms an und für sich schwerer und langsamer vonstatten geht oder aber unsere obige Behauptung, daß eine heterotypische Bewegung in der Mitose keine Chromosomdifferenz zu Grunde liegen braucht, von neuem bekräftigen.

Die andere Erklärung, auf welche ich oben schon andeutungsweise aufmerksam machte, wäre folgende: Berücksichtigen wir unsere Beobachtungen bei der I. und II. Reifeteilung, in der sich beide Male vereinzelte Heterokinesen auffinden ließen, so könnte man, wenn man der heterotypischen Bewegung der Chro-

mosomen großen Wert beimißt, annehmen, daß die Teilung des betreffs seines Querspaltes ja stets gleich gelagerten Monosoms sowohl in der I. wie in der II. Reifeteilung stattfinden könnte. Hierdurch würde sich einerseits der Mangel eines gleichmäßig verteilten 5- und 6gliedrigen „Rosettenstadiums" in der II. Reifeteilung erklären lassen, andererseits ließe sich dieser Vermutung aber auch die Tatsache zur Seite stellen, daß bei einigen Tieren die Heterokinese in der I., bei anderen in der II. Reifeteilung auftritt. Jedenfalls würde ja auch bei wechselndem Vorkommen der „ungleichen" Teilung stets der gleiche Schlußeffekt erzielt werden.

Ein Grund für dieses unregelmäßige, scheinbar beliebige Verhalten des Monosoms ließe sich freilich nur schwer angeben, es sei denn, daß derselbe in der abweichenden Stellung des kleinen Chromosoms im Rosettenstadium läge. Denn das eine steht ja fest, tritt bei Sclerostomum eine heterotypische Bewegung auf, so zeigt sich das zurückbleibende Chromosom im Gegensatz zu Heterakis vesicularis stets in der Mitte, niemals dagegen an der Seite!

Die Frage nach der Reduktion des Chromatins, bei der die meisten Forscher im Grunde genommen nicht über Vermutungen hinausgekommen sind, findet bei der von uns angewandten Hertwigschen Terminologie in sich selbst ihre Lösung, da die Reduktion des Chromatins nur mit der Reduktion der Chromosomenzahl, d. h. in der II. Reifeteilung erfolgen kann.

d) Der Umbildungsprozeß der Spermatiden in das befruchtungsfähige Spermium.

Die aus der II. Reifeteilung hervorgegangenen Chromosomen liegen wieder dicht aneinander, gerade so, wie wir es schon nach der I. Reifeteilung beobachten konnten; sie sind von nun ab nicht mehr zählbar, sondern stellen je nach der Aufsicht des Beobachters einen einheitlichen Chromatinklumpen dar von bald dreieckiger, bald fünfeckiger Gestalt. Dieser Klumpen oder Kern, der von keiner Membran umgeben ist, rundet sich allmäh-

lich ab, wird dadurch kleiner und liegt noch eine längere Zeit im Zentrum einer polygonalen Zelle, die wir als Spermatide zu bezeichnen haben.

Die weiteren Veränderungen an der jungen Spermatide führen nun nicht, wie man vielleicht annehmen könnte, in gerader Richtung ihrem Endziele, der typischen, kugeligen Spermatozoenform der Nematoden zu, sondern zu einer großen Reihe teils ganz extremer Entwicklungsstadien, bevor das reife, befruchtungsfähige Spermium ausgebildet wird.

Bei der Metamorphose des Sclerostomidenspermiums lassen sich nun zwei Hauptstadien unterscheiden, nämlich:

1. in der Vesicula seminalis des Männchens die Ausbildung langgestreckter Spermatiden, die ich als „Ejakulationsstadien" bezeichnen möchte, und
2. im Uterus die Umbildung des Ejakulationsstadiums in das kugelige „Befruchtungsstadium" oder reife Spermatozoon.

1. Die Ausbildung der Ejakulationsform.

Der kuglige Kern der Spermatide beginnt nach einer längeren Ruhepause nach der Zellperipherie zu wandern, bevor er jedoch dieselbe erreicht hat, tritt eine Streckung der Spermatide ein und zwar in einer der Kernbewegung entgegengesetzten Richtung. Hierdurch wird aus der polygonalen Samenzelle ein kurzer, wurstförmiger Körper, an dem man eine heteropole Hauptachse unterscheiden kann, deren einer Pol vom Kern eingenommen wird.

Während nun der Kern in gleicher Richtung weiter der Zellperipherie zustrebt, geht seine Gestalt in eine ovale, schließlich zurckerhutförmige über. Das Cytoplasma, das ihn bislang umlagerte, ist bis auf eine feine, dünne Randschicht reduziert und liegt zum größten Teile als breiter, plumper Anhang hinter ihm.

Es ist leicht verständlich, daß man bei weiterer Streckung des Plasmas die folgenden Stadien nicht mehr an Schnittpräparaten verfolgen kann; ich machte daher von frisch geöffneten

Hoden Ausstriche und fixierte diese in Osmiumsäuredämpfen 1—2 Minuten. Derartig gewonnene Präparate färbte ich meist mit Giemsa-Lösung, May-Grünwald-Lösung oder auch Böhmers Haematoxylin.

Die Spermatide, die wir jetzt schon mit Recht als wurmförmig bezeichnen können, streckt sich immer mehr und geht dadurch aus ihrer anfangs plumpen Gestalt in eine schlanke, meist gewundene Form über. Die den vorn zugespitzten, hinten sich allmählich wieder abrundenden Kern umhüllende Plasmaschicht ist so fein geworden und liegt dem Kern so dicht auf, daß sie nicht mehr wahrnehmbar ist. Unmittelbar hinter dem Kern, den wir dem Kopf des Wirbeltierspermiums gleichsetzen können, findet sich eine seichte Einbuchtung des — wie ich stets sagen werde — „wurmförmigen Plasmanhanges", wodurch der Kopf noch mehr hervortritt.

Der wurmförmige Anhang hat an Färbbarkeit stark verloren und streckt sich etwa 8—10 mal so lang als der Kopf nach hinten; er hat eine warzige Oberfläche und zeigt am Hinterende eine keulenförmige Verdickung.

Mit dieser lang-wurmartigen Gestalt ist das Ende der Spermatidenenwicklung im Hoden, d. h. das „Ejakulationsstadium", erreicht, das in ungeheuren Mengen wirr durcheinandergeschlungen die Vesicula seminalis des Männchens erfüllt, bereit in die weiblichen Geschlechtsorgane übergeführt zu werden.

Da ich bei allen 3 Arten, die ich untersuchte, diese so eigentümliche Form vorfand, verdient sie wohl als besonders wichtiges und auffälliges Merkmal der Sclerostomiden-Familie hervorgehoben zu werden.

2. Die Ausbildung der Befruchtungsform.

Oeffnet man ein Weibchen von Sclerostomum, so findet man im untersten Teile des Uterus das gleiche Bild wie in der Vesicula seminalis.

Die ejakulierte Spermamasse hat, wie schon gesagt, eine abermalige und zwar reziproke Entwicklung durchzumachen.

Folgt man dem Uterus aufwärts, so sieht man, wie sich das Spermaknäul allmählich entwirrt, indem sich jede Spermatide mit ihrem kugligen Ende an die Wand des Uterus anheftet und den Kopf in das Lumen desselben vorstreckt. Dabei sind schließlich die einzelnen Spermatiden so genau einander parallel gerichtet und besetzten das gesamte Uterusepithel so dicht, daß ich sie anfangs für Zotten, entsprechend den bei Ascaris megalocephala beschriebenen, hielt, bis ich aus dem weiteren Entwicklungsverlauf den wahren Tatbestand erkannte.

Legte schon die Ausbildung der schlanken Ejakulationsform den Gedanken einer leichten Beweglichkeit nahe, so ließ mich diese zweifellos eine aktive Bewegung voraussetzende Wanderung der Spermatiden im Uterus nicht mehr an meiner Vermutung zweifeln.

Ich untersuchte daher in der von Strubell für Heterodera schachtii angegebenen Weise die der Vesicula seminalis oder auch dem unteren Uterusteil entnommenen Spermamassen in einer ½-prozentigen NaCl-Lösung, aber leider ohne Erfolg. Auch der Zusatz weiblicher Leibeshöhlenflüssigkeit zum Spermium brachte mich meinem Ziele nicht näher. Da Strubell die Spermatozoen bis zu 2 Stunden lebend erhalten konnte, so mußte der Grund meines Mißerfolges in den verschiedenen Lebensbedingungen der beiden Entoparasiten liegen. Die Sclerostomiden bedürfen eben einer Temperatur, die der eines Pferdes entspricht, welcher Umstand für Heterodera fortfällt.

Um diesen Bedingungen nach Möglichkeit gerecht zu werden, bediente ich mich des „hängenden Tropfens" nach Art der Bakteriologen und beobachtete das Spermium auf einem heizbaren Objekttisch, der stets auf 35—40 ° gehalten wurde. Der hohlgeschliffene Objektträger mit Vaselinring sowie das Deckgläschen wurden schon vorher auf 35 ° erwärmt, sodann ein gerade in copula befindliches Männchen geöffnet und, um ein vorzeitiges Eintrocknen zu verhindern, unter beständigem Behauchen die Geschlechtsprodukte aus der Vesicula seminalis auf das Deckglas übertragen und dieses schnell dem Vaselinring aufgedrückt.

Bei dieser Versuchsanordnung konnte ich denn auch an einzeln liegenden Spermatiden eine zitternde Bewegung des ganzen langgestreckten Körpers wahrnehmen, durch die allmählich die Spermatide fortbewegt wurde. Daß es sich hier um irgend welche Strömungserscheinungen gehandelt hat, die durch Verdunstung hervorgerufen sein könnten, läßt sich nicht annehmen, da ich beim Oeffnen der kleinen „feuchten Kammer" auch am folgenden Tage die Spermamassen noch in ihrer serösen Flüssigkeit vorfand.

Trotz alledem erscheint mir die beobachtete Bewegung für die oben geschilderte Wanderung der Spermatiden nicht ausreichend zu sein und ich halte es daher nicht für ausgeschlossen, daß unter den normalen Lebensbedingungen den Spermatiden eine größere Beweglichkeit eigen ist.

Die an die Uteruswand angehefteten Spermatiden werden nun je weiter man den Uterus nach oben verfolgt, wieder kürzer und zwar so gleichmäßig, daß sie sich in ihrer Gesamtheit stets auf dem gleichen Entwicklungsstadium befinden. Das kuglige Ende des wurmförmigen Anhangs tritt zuletzt etwas stärker hervor und in diese Blase, dem Rest des Protoplasmas, das jetzt seine Färbbarkeit völlig verloren hat, wird der immer noch gestreckte Kern hineingezogen, so daß sich das befruchtungsreife Spermatozoon als eine Kugel darstellt, in deren Innerem ein länglicher Stab, der Kern, liegt.

Es ist somit die Vermutung O. Meyers, daß „der Hof", welcher den Spermakern von Sclerostomum tetracanthum umgibt, aus „achromatischer Substanz des Plasmas gebildet werde", durchaus richtig. Bei den meisten Fixationsmethoden nimmt das Kernplasma freilich eine ellipsoide Gestalt an und so ist auch von O. Meyer das Sperma von Strongylus tetrancanthus beschrieben worden.

Hiermit sind also die Entwicklungsvorgänge der männlichen Geschlechtszelle abgeschlossen und ich werde erst bei Besprechung der Eibefruchtung auf die weiteren Schicksale des Spermas zurückkommen.

Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsprodukte.

a) Die Keimzone.

Wie bei allen anderen untersuchten Nematoden ähnelt das blinde Ende der Eiröhre von Sclerostomum dem des Hoden so sehr, daß ich auf die obige Schilderung verweisen kann, nur kleine und nicht leicht in die Augen fallende Differenzen mögen hier noch Erwähnung finden. So wäre zuerst hervorzuheben, daß die Ureier durchschnittlich etwas größer sind und besonders bei der Böhmerschen Haematoxylinfärbung den achromatischen Faden, auf dem die chromatischen Brocken perlschnurartig liegen, deutlicher zeigen als die Ursamenkerne.

Die weiteren Entwicklungsphasen verlaufen dagegen in der gleichen Weise, nur mit dem Unterschiede, daß sich beim Weibchen aus dem verstreuten Chromatin 12 kurze stäbchenförmige Chromosomen ausbilden.

Ich kann hierfür jedoch absolut keine einwandfreien Bilder bringen, denn da diese Stäbchen schon auf dem frühesten Entwicklungsstadium einen mehr oder minder deutlichen Querspalt aufweisen, so wird hierdurch die Sicherheit des Zählens sehr beeinträchtigt. Sobald nämlich eins der peripher stehenden Stäbchen nicht senkrecht, sondern schräg zur Schnittebene steht, läßt es sich nicht mehr entscheiden, ob man 2 dicht nebeneinander stehende Chromosomen oder nur die beiden Teile ein und desselben Chromosoms vor sich hat.

Eine Aequatorialplatte in der Polansicht, in der ich beim Männchen am besten die Zahl der Chromosomen feststellen konnte, fand ich leider kein einziges Mal, obwohl ich 12 Weibchen mikrotomierte, d. h. gegen 24 Keimzonen studierte.

Zieht man aber die weiter unten noch zu besprechenden Beobachtungen bei der Bildung der Richtungskörper zu Hilfe, so erscheint mir die Bestimmung zu 12 Chromosomen vermittels eines Analogieschlusses nicht für allzu gewagt.

Nähert man sich dem Ende der Keimzone, so trifft man auf das erste leichte Unterscheidungsmerkmal zwischen Hoden und Ovarium. Fanden wir dort bei einem Querschnitt etwa 8—10

Kerne auf einem Radius, so sind es hier höchstens 4—5; die Ovarialröhre ist dementsprechend bedeutend dünner, was mit der feineren Rhachisbildung zusammenhängt, andererseits ist die Keimzone beim Weibchen aber auch länger als beim Männchen.

Eine scharfe Grenze läßt sich zwischen Keim- und Wachstumszone wiederum nicht ziehen. Denn da nach Flemming das Ende der Teilung mit der Auflösung des Tochterknäuels zusammenfällt, so müßte man die Keimzone bis kurz vor Beginn des Oviduktes rechnen, was aber, wie die weitere Entwicklung zeigen wird, widersinnig erscheint.

b) Die Wachstumszone.

Haben die Ureier, wie oben erwähnt, ihre letzte Teilung durchgemacht, so tritt im Kern ein feines lockeres Gerüst auf, in dem hie und da Chromatinbrocken, die früheren Chromosomen, ruhen.

Erfüllte das Kerngerüst bisher das ganze Kernlumen, so zieht es sich jetzt zusammen, das Chromatin verteilt sich auf ihm und es stellt sich nun als ein dichtes, färbbares Fadengewirr dar, das meist an die Peripherie des Kernes gerückt ist, manchmal jedoch auch im Zentrum angetroffen wird. Wir haben also hier ein typisches dichtes Spiremstadium vor uns, das bei seiner weiteren Entwicklung den Eindruck macht, als solle es zu einer neuen Teilung des Kernes kommen.

Der bisher zackige Faden verdickt sich allmählich, wird homogen färbbar und wandelt sich schließlich in ein lockeres Spiremstadium um.

Hiermit ist aber auch zugleich der Höhepunkt der Entwicklung erreicht; der Faden wird jetzt von Zeit zu Zeit wieder dünner und minder färbbar, während sich an den Zwischenstellen das Chromatin zu Punkten, nie aber zu Stäbchen anhäuft, sodaß schließlich ein Stadium erreicht wird, das dem anfangs dargestellten recht ähnlich sieht, nur daß hier der Faden stets glatt erscheint und niemals das zackige, ungleich tingierbare Aussehen erhält.

Diese Chromatinbrocken verschmelzen jetzt miteinander und bald zeichnen sich ein oder zwei durch besondere Größe vor den anderen aus. Die Fäden werden immer schwächer und sobald sämtliches Chromatin zu einem großen, ovoiden Nucleolus verschmolzen ist, läßt sich von dem Fadengerüst so gut wie nichts mehr nachweisen.

Dieser Zustand wird kurz vor der Ablösung der Geschlechtszellen von der Rhachis erreicht; der Nucleolus wird durch Eisenhaematoxylin stark geschwärzt, während die Färbung mit Böhmerschem Haematoxylin bei weitem nicht so intensiv ist als bei in Teilung begriffenem Chromatin.

Mit dieser Chromatinverschmelzung Hand in Hand geht eine wichtige Veränderung der Kerngestalt vor sich. Bis zum lockeren Spiremstadium und dessen ersten Auflösungsphasen hatte der Kern stets die gleiche Größe und Kugelform. Mit dem Augenblick aber, wo sich eine Chromatinansammlung durch ihre Masse auszeichnet, nimmt der Kern die Gestalt eines Ellipsoides an, dessen Hauptachse mit dem Radius der Ovarialröhre zusammenfällt, gerade so wie wir es schon beim Männchen kennen gelernt haben.

Hier gelingt es zum ersten Mal, besonders an den medial gelegenen Geschlechtszellen eine kegelförmige Gestalt zu konstatieren, deren Spitze nach der Rhachis hinweist, während der Kern an der Kegelbasis liegt. Je mehr nun die Zelle wächst, desto deutlicher wird die konische Form, bis schließlich je ein Kegel von der zentralen Rhachis bis zur Ovarialwandung reicht.

Erschien das Cytoplasma bislang homogen, so machen sich jetzt an konserviertem und mit Böhmers Haematoxylin gefärbtem Material hellere und dunklere Flecke bemerkbar, die auf eine vakuolenförmige Dotteransammlung im lebenden Zustande hindeuten. Dieses fleckige Aussehen nimmt mit der Vermehrung des Cytoplasmas an Deutlichkeit zu und bald treten zwischen den helleren Flecken überall zerstreut im Plasma kleine, von Anfang an stark mit Böhmers Haematoxylin tingierbare Körnchen auf, deren Färbbarkeit sogar die des Chromatinnucleolus' übertrifft. Die Geschlechtszellen haben sich von der Rhachis losgelöst

— obwohl diese noch eine längere Zeit zwischen den Zellen zu verfolgen ist — und haben zugleich ihre Kegelform eingebüßt. Sie sind jetzt abgeflacht, scheibenförmig geworden und häufig bedeckt eine Basisecke die der nebenliegenden Zelle, so daß die jungen Eier etwa eine Stellung, wie die Flügel eines Ventilators haben.

Die weitere Entwicklung besteht jetzt nur noch in einem allgemeinen Größerwerden der gesamten Teile, wobei besonders die stark färbbaren Körnchen im Cytoplasma in die Augen fallen.

c) Die Reifezone.

Ich komme jetzt auf die weiteren Veränderungserscheinungen der chromatischen Substanz zurück und damit zugleich auf die wichtigste Entwicklungsphase, die Teilzone oder die Bildung der Richtungskörper.

Wir hatten die Betrachtung des Kerns an der Stelle abgebrochen, wo die Eizelle lösgelöst von der Rhachis als Oocyte in den Ovidukt und somit in die Reifezone eintritt. Ich folge dem Beispiele van Benedens, indem ich 2 Perioden unterscheide. Die 1. Periode reicht bis zum Eindringen des Spermiums, die 2. von hier bis zur Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromatinmassen.

Van Beneden charakterisiert die 1. Periode mit den Worten: „Au moment où il se détache du rhachis ovarien l'oeuf n'est pas encore apte à recevoir le zoosperme". Und in der Tat sehen wir bis zur Aufnahme des Spermas noch erhebliche Veränderungen an dem weiblichen Kern oder Keimbläschen vorgehen.

1. Die erste Periode der Reifung.

Der kompakte, ovoide Chromatinnucleolus wird kuglig, dabei etwas kleiner und nimmt ein mehr spongiöses Aussehen an, zugleich erscheint im Caryoplasma wieder ein äußerst feines Netz aus achromatischer Substanz. In demselben Maße wie dieses Netz an Affinität für Färbstoffe gewinnt, wird der Chromatinnucleolus kleiner und blasser und es gelingt auf diesem Stadium

keineswegs selten, deren zwei im achromatischen Kerngerüst festzustellen.

Bei nach der Gram schen Methode gefärbtem Material erwies sich das Netz aus äußerst feinen Fibrillen zusammengesetzt, auf denen zahllose, nur bei den stärksten Vergrößerungen erkennbare Körnchen lagerten, welche die eigentlich färbbare Substanz des Netzes darstellten. Zerstreut im Netz fand ich in diesem Stadium auch größere Chromatinkörnchen, von denen meist sogar 2 dicht aneinander lagen. Es waren die ersten Anlagen der sich jetzt neu bildenden Chromosomen.

In diesem Stadium gelangen die Eier in den Uterus, stoßen hier auf die schon oben geschilderten Massen reifer Spermatozoen und werden befruchtet.

2. Die zweite Periode der Reifung.

Ich komme nun zur Besprechung der 2. Reifeperiode. Aus den klumpigen Chromosomen differenzieren sich jetzt sehr schnell 6 deutliche, zierliche Tetraden, wie wir sie schon in den Prophasen zur I. Reifeteilung der Spermiocyten kennen gelernt haben. Diese Tetraden zeigen bald das Bestreben, sich an einer Stelle des Keimbläschens zu sammeln, wodurch sie oft quer übereinander zu liegen kommen. Auf diesem Stadium ist noch ein Nucleolus durch die Gram sche Färbung darstellbar, wenn auch nur verschwommen und blaß, während das Liniengerüst besonders das Böhmer sche Haematoxylin sehr lebhaft aufnimmt und dadurch den Nucleolus verdeckt.

Haben sich die Tetraden an dem einen Pol des meist ovoiden Keimbläschens zusammengestellt, so reißt plötzlich die Membran desselben und die Chromosomen schlüpfen hinaus in das Cytoplasma, wo sie bald von einer kugligen, hellen Zone umgeben sind. Dieser Vorgang wird zwar selbst in neueren Arbeiten über Nematoden nicht beschrieben, geht jedoch aus manchen Abbildungen mit ziemlicher Sicherheit hervor; ich möchte hier nur auf die Figuren 83, 84, 85 der Struckmann schen Arbeit sowie auf die Schilderung und Abbildung O. Meyers für Strongylus tetracanthus verweisen.

Was wird nun aber aus der achromatischen Substanz des Keimbläschens? In dem Augenblick, wo das gesamte Chromatin austrat, schrumpft sie zusammen, anfangs noch ovoide Gestalt beibehaltend, bald aber wird der Rest unter bedeutender Verkleinerung kuglig und liegt noch eine kurze Zeit im Ei sichtbar. Bevor jedoch das Ei noch eine stärkere Membran abscheidet, muß diese achromatische Substanz aus dem Ei austreten, denn man sieht neben den Eiern im Uterus zahlreiche Körper von vollkommen gleicher Größe und Färbbarkeit liegen. Das Austreten dieser Körper selbst habe ich leider nie beobachten können und vermute daher, daß der Vorgang äußerst schnell vor sich geht.

Die Tetraden haben währenddessen in ihrem kugligen, hellen Bläschen schon die typische Anordnung erfahren, die wir stets bei der Teilung beobachten können, nämlich so, daß ihre Längsachse in die der Spindelfasern fällt, die sich jetzt allmählich herausdifferenzieren. In dieser Form rücken sie nun nach irgend einer Stelle der Eiperipherie, so daß man eigentlich nicht von einer Richtungsspindel, sondern nur von einer „Richtungskugel" ohne Centrosomen sprechen darf.

Die Chromosomen, die anfangs mit ihrer Längsachse parallel der Eimembran lagen, machen jetzt eine Drehung um 90 °, sodaß der eine Pol der Kugel dicht unter die Eihülle zu liegen kommt. Auf diesem Stadium sind die Tetraden bei weitem nicht mehr so deutlich zu erkennen, doch fand ich bei einem Sclerostomum equinum solche, die alle übrigen an Zierlichkeit und Länge übertrafen.

Häufig beobachtet man, daß von den 6 Tetraden ein oder zwei hinter der Größe der übrigen zurückbleiben. Aber gerade diese Variabilität an Eiern ein und desselben Weibchens zeigen nach meiner Meinung zur Genüge, daß man bei der Längenbeurteilung chromatischer Elemente nur mit der größten Vorsicht zu Werke gehen und ihren Größendifferenzen nur sehr beschränktes Gewicht beimessen darf. Selbst das heterotypische Verhalten eines Chromosoms ist nicht unbedingt für die Existenz eines Heterochromosoms anzusprechen, denn ich konnte das Zurück-

bleiben eines Chromosoms in der Anaphase auch bei der Richtungskörperbildung in vereinzelten Fällen beobachten.

Sobald die Chromosomen aus der ziemlich langwährenden Metaphase in die Anaphase eintreten, macht sich ihre Zusammensetzung aus 4 Teilstücken wieder stärker bemerkbar; denn noch während der Wanderung nach den Polen spalten sich die Teilstücke jeder Dyade wie die Schenkel eines Winkels auseinander, dessen Scheitelpunkt das nach den Spindelpolen zu gelegene Ende der Chromosomen ist.

Es ist dies also der Vorgang, den ich, gestützt auf andere Beobachtungen, schon bei der I. Reifeteilung der männlichen Geschlechtszellen als sicher vorkommend beschrieben habe.

In der Anaphase hat die kuglige Teilungsfigur mehr eine tonnenförmige Gestalt angenommen und zwischen den Teilstücken der Tetrade sieht man noch feine Spindelfasern verlaufen, wie dies ja mehrfach beschrieben worden ist.

Der der Eimembran zu gelegene Teil ist derselben jezt so nahe gerückt, daß er sie vor sich herschiebt und eine kleine buckelartige Erhebung dabei bildet. In diesem Augenblick tritt zwischen den beiden Dyadengruppen eine äußerst zarte, kaum sichtbare Membran auf und die Bildung des I. Richtungskörpers ist vollzogen.

Unmittelbar an die Ausstoßung des I. Richtungskörpers schließt sich die des II. an. Ja, der Vorgang scheint sogar so schnell zu verlaufen, daß es zu Rotationserscheinungen des Cytoplasmas, wie sie durch van Beneden bei Ascaris megalocephala und durch Struckmann bei Strongylus filaria bekannt geworden sind, nicht mehr kommt. Vielmehr konnte ich mit wenigen Ausnahmen bei allen Eiern, welche die beiden Richtungskörper gebildet hatten, diese ziemlich dicht nebeneinander und mit kaum sichtbaren Plasmamengen versehen, beobachten.

Der Verlauf der II. Richtungskörperbildung ist analog dem der I. Die Chromosomen erscheinen um ein Geringes dünner und zugleich kürzer, eine wahrscheinlich Hand in Hand gehende Metamorphose. Jede der 6 Dyaden weist wieder den hier bei Sclerostomum so überaus typischen Querspalt auf; die Anordnung in

der Spindel ist die gleiche, wie wir sie schon oben kennen gelernt haben. In der Anaphase vermissen wir selbstverständlich die winklige Aufspaltung, denn die Tetraden sind ja jetzt schon in ihre 4 Stücke aufgeteilt und die Gestalt der Chromosomen ist daher im II. Richtungskörper auch nur punktförmig oder genauer gesagt spindelförmig.

Verursachte die Bildung des I. Richtungskörpers eine Ausbuchtung der Eimembran, so wird für den II. Richtungskörper durch das entgegengestetzte Prinzip, nämlich durch Einbuchtung des Eiplasmas, Platz geschaffen.

Ist die II. Reifeteilung vollzogen, so umgibt sich die im Plasma zurückgebliebene Chromosomengruppe sehr bald mit einer Membran. Dabei verschmilzt sie anfangs zu einem größeren Klumpen, der aber bald in zahlreiche Körnchen aufgelöst wird. Diese verbreiten sich auf dem gleichzeitig wieder erscheinenden achromatischen Gerüst und lassen schließlich einige größer bleibende Körper unterscheiden, die sich ihrerseits aus 2, seltener auch 3 Brocken zusammensetzen. Da nun gegen 6 derartige Chromatinansammlungen vorhanden sind, die entfernt an klumpige Chromosomen mit einer Querfurche erinnern, so läßt sich die Vermutung, daß es sich hier um die bei der Richtungskörperbildung zurückgebliebenen 6 Chromosomenteilstücke oder um die neuentstandenen Chromosomen des weiblichen Vorkernes handelt, nicht von der Hand weisen. Aus dem weiteren Entwicklungsverlauf werden wir jedoch ersehen, daß sich diese Behauptung nicht aufrecht erhalten läßt oder nur, wenn wir sie dahin einschränken, daß die Chromosomen des weiblichen Vorkernes nicht direkt aus jenen Chromatinklumpen entstehen.

Vorerst muß ich jedoch noch einmal einige Stadien zurückgreifen, um die Frage nach dem Verbleib des Spermakerns zu beantworten. Wir verließen ihn in dem Augenblick, wo er ins Ei eingedrungen war und fast während der ganzen II. Reifeperiode des Eies ist an ihm keine merkliche Veränderung zu beobachten. Meist bleibt er in der Nähe der Eimembran liegen und zeigt bei nach Gram gefärbtem Material stets das stark

gefärbte Chromatinstäbchen in einem helleren Hof, der gegen das Eiplasma nicht scharf begrenzt erscheint.

Die ersten Veränderungen am Spermatozoon, die mit der Bildung des II. Richtungskörpers beginnen, bestehen darin, daß der gestreckte Kern seitliche Protuberanzen aufweist und damit für immer seine stabförmige Gestalt verliert. Zugleich wird die Abgrenzung des „hellen Hofes" gegen das Cytoplasma schärfer, wir können wieder von einer Kernmembran und somit auch von einem männlichen Vorkern sprechen. Der anfangs noch kompakte Chromatinkörper schwillt nun samt der ihn umgebenden Membran etwa auf die doppelte Größe an und zugleich löst er sich in mehrere größere und kleinere punktförmige Körper auf, die in einem achromatischen Kerngerüst ruhen; somit hat er dasjenige Stadium erreicht, daß wir soeben vom weiblichen Vorkern kennen gelernt haben.

Da der weitere Entwicklungsverlauf in beiden Kernen der gleiche ist, so kann ich von nun ab die Besprechung gemeinsam führen.

Beide Vorkerne haben währenddessen ihre Stellung nur wenig oder garnicht verändert, so daß man häufig an den entgegengesetzten Eipolen völlig gleiche Kerne beobachten kann.

Die Kerne rücken nun gegeneinander vor, berühren sich schließlich, ihre Membran verschwindet an der Kontaktstelle und es wird daher vorübergehend ein Kern in Form eines Biskuits hergestellt, der dann in eine große, ovale, schließlich kuglige Gestalt übergeht.

In diesem Kern, der entsprechend seines Ursprunges ein größeres Chromatinquantum enthält, bilden sich aus den zahlreichen kleinen Körnchen anfangs unregelmäßige, zackige Chromatinfäden, die sich allmählich in zierliche, schleifenförmige Chromosomen umwandeln, während die dicken Chromatinklumpen schließlich verschwunden sind.

Dieser Umbildungsprozeß kann jedoch von diesem als typisch zu bezeichnenden Modus beträchtlich abweichen. Liegt der Spermakern, wie oben bemerkt, in der Nähe des Eikernes,

so schreitet letzterer gewöhnlich in der Entwicklung voran und es findet eine Vereinigung der beiden Vorkerne statt, wenn der männliche noch bei weitem hinter der Größe des weiblichen zurücksteht.

Andererseits scheint die Vereinigung der Kerne auch verzögert werden zu können und es entstehen dann schon in den Vorkernen deutlich geschlängelte Chromosomen. Ich fand derartige Verhältnisse meist bei Sclerostomum edentatum und ich muß gestehen, daß ich sie anfangs für einen Beweis der Richtigkeit der van Benedenschen Auffassung hielt, da ich überdies I. Furchungsspindeln fand, in denen die Chromosomen in 2 Gruppen getrennt voneinander lagen und mir somit ihren verschiedenen Ursprung anzudeuten schienen.

Später fand ich jedoch in dem gleichen Objekt Zwischenstadien, die sowohl die halbverschmolzenen Vorkerne, als auch die schon angelegten geschlängelten Chromosomen zeigten, wodurch die beiden Kriterien, die für die Meinung van Benedens sprachen, wieder bedeutend an Beweiskraft verloren.

Ich komme daher im Gegensatz zu O. Meyer zu dem Schluß, daß bei den Sclerostomiden fast stets ein Furchungskern ausgebildet wird, während der van Benedensche Bildungsmodus nur für wenige Fälle und zwar bei Sclerostomum edentatum wahrscheinlich gemacht wird.

In den normalen Furchungsspindeln lassen sich von nun ab auch mit Gentianaviolett, Jodjodkalium punktförmige Centriolen, wenn auch ohne Strahlung kenntlich machen, letztere wird sogar merkwürdigerweise durch zahlreiche um den Hauptkern angeordnete und ebenso stark färbbare Körnchen ersetzt. Ich halte diese Beobachtung, daß an der Plasmastrahlung großer Centrosomen auch noch dem Centralkörper ähnliche Gebilde beteiligt sind, für um so interessanter, als sie noch nicht beschrieben, was sicherlich auf das Uebergehen der Grams schen Färbmethode zurückzuführen ist.

Die Aequatorialplatte der Forschungsspindel wird aus den kurzen, schwach winklig geknickten Chromosomen gebildet, von denen wir entsprechend unserer obigen Angabe bei Polansicht

11 oder 12 finden müßten, je nachdem ein männliches oder weibliches Individuum aus dem befruchteten Ei hervorgehen soll. Ich habe absichtlich in den letzten Seiten von einer Präzisierung der Chromosomenzahl Abstand genommen, da sie bei einer solchen Zahl überdies gebogener Chromosomen an Schnittpräparaten zur Unmöglichkeit wird. Meine Versuche, die fraglichen Stadien an Totalpräparaten zu studieren, scheiterten jedoch trotz mannigfacher Abänderung der Färbmethoden an der starken Tinktionsfähigkeit des Eiplasmas, wodurch die Chromosomen stets verdeckt wurden.

In den Anaphasen rücken die beiden Tochterplatten als einheitliches Ganzes gegen die Pole, umgeben sich noch während der Durchschnürung des Eiplasmas mit einer Kernmembran und lösen sich in zahlreiche Chromatinbrocken auf, um bei erneuter Teilung abermals die bekannten Entwicklungsstufen zu durchlaufen.

Ist das Ei durch weitere Teilung bis zum Morulastadium fortgeschritten, so finden wir es im vaginalen Ende des Uterus oder wohl gar in der Vagina selbst. Hierbei gehen die Eier von Sclerostomum edentatum in ihrer Entwicklung weiter als diejenigen von Sclerostomum equimum.

In diesem Entwicklungsstadium verlassen die Eier die weiblichen Geschlechtsorgane und gelangen mit den Exkrementen des Pferdes ins Freie, um hier zu Rhabditisformen zu werden und dann z. B. mit dem Weidefutter von einem anderen Pferde wieder aufgenommen zu werden, wie wir es aus den eingangserwähnten Arbeiten erfahren haben.

Zusammenfassung.

Stellen wir am Schluß unserer Untersuchung die gefundenen Resultate zusammen, so wäre als charakteristisch für die Sclerostomiden hervorzuheben:

1. 11 Chrosomen in den Spermiogonienkernen.
2. 12 Chrosomen in den Oogonienkernen.
3. 5 Tetraden und 1 Monosom in den Spermiocyten, was zu

einer ungleichen Teilung in der I. oder II. Reifeteilung führt.

4. 6 gleichwertige Tetraden bei der Richtungskörperbildung und zugleich die Ausstoßung eines achromatischen Restkörpers des Keimbläschens.
5. Die Ausbildung eines langgestreckten Ejakulationsspermaform.
6. Die Rückbildung desselben im Uterus zum kugligen Befruchtungsspermium.
7. Die Bildung eines Furchungskernes, der aus den verschmelzenden Vorkernen hervorgeht und in vereinzelten Fällen die Bildung einer Furchungsspindel ohne vorherige Vereinigung der Vorkerne.
8. Die Eier verlassen im Morulastadium den mütterlichen Körper.
9. Die einzigartige Spermatidenumbildung rechtfertigt die früher schon aus anderen Gründen vorgenommene Abtrennung unserer Parasiten von den Strongyliden.

Literaturverzeichnis.

Agassiz, Louis. Nomenclatoris zoologici index universalis 1846.

Auerbach, L. Organologische Studien. Breslau 1874.

Augstein, O. Strong. filaria. Diss. Leipz. 1894.

Blainville. Dictionnaire des sciences naturelles 1824—1828.

Boveri, Th. Ueber die Differenzierung d. Zellkerne während d. Furch. d. Eies v. Asc. megal. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.

Boveri, Th. Zellstudien. Jenasch. Zeitschr., Heft I, 1887; Heft II, 1888; Heft III, 1890.

Boveri, Th. Ueber d. Befrucht. d. Eier v. Asc. megal. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. i. Münch. 1887.

Boveri, Th. Ueber den Anteil der Spermatozoen a. d. Teilg. d. Eies. Ebenda 1887.

Boveri, Th. Ueber d. Verhalten d. Geschl. Chromos. bei Hermaphroditismus. Verh. Phys. Med. Ges. Würzb., Bd. 41.

Bischoff. Ueber Ei- u. Samenbildung u. Befrucht. bei Asc. mystax. Z. f. w. Zool. 1855.

Brauer, A. Zur Kennt. d. Spermatogenese v. Asc. meg. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42.

Brandt, A. Die Eifurchung bei Asc. nigrov. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 28.

Braun. Tierische Parasiten des Menschen. Würzb. 1903.

Bremser, Icones Helminthum. Wien 1824.

van Beneden. Recherches sur la Matur. d l'oeuf la Fécond. et la Divis. Cellelaire. Leipzig 1883.

van Beneden. Rech. sur la Composition et la Signification de l'oeuf Mém. courc. de l'Acad. roy. des Sc. de Belg. 1870.

van Beneden et Julin. La Spermatogénèse chez l'Asc. megal. Bullet. de l'Acad. roy. des Scien. de Belg. 1884.

Bütschli. Beitr. z. Kenntn. freil. Nematoden. Nova Acta Leop. Carol. 1873, Bd. 36.

Bütschli. Studien über d. ersten Entwickl.-Vorg. d. Eizelle etc. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. X 1876.

Bütschli. Vorl. Mitteil. über Untersuch. betr. d. Entwickl.-Vorg. in befrucht. Eiern von Nematoden und Schnecken. Z. f. w. Zool. Bd. 25, 1875.

Bütschli. Entwickl. gesch. Beiträge. Z. f. w. Zool. Bd. 29, 1877.
Bütschli. Entwickl. gesch. d. Cucullanus elegans. Z. f. w. Zool. Bd. 26.
Carnoy. La cellule, recueil de cytologie et d'histologie générale. Heft I, 1886, Heft II, 1887.
Cobb, N. A. Beitr. z. Anat. und Ontog. d. Nemat. Jenaische Zeitschr. Bd. 23.
Claparède. Ueber Ei- und Samenbild. bei Nemat. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 9, 1858.
Diesing, C. Systema Helminthum. Wien 1850/51.
Dujardin. Hist. nat. des Helminthes, 1845.
Eberth. Die Nemat. Leipzig 1863.
Eberth. Ringgestalt d. Rhachis bei Strongylus striatus u. commutatus. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XI.
Edwards, Ch. L. The sex-chromosomes in Asc. felis Archiv f. Zellforsch. Bd. VII.
v. Erlanger. Befrucht. u. Teil. an Eiern kl. Nemat. Biol. Zentral-Bl. Vol. 17, 1897.
v. Erlanger. Ueber d. Befrucht. u. Teil. d. Asc. Eies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52, 1898.
Flemming. Zellsubst. Kern u. Zellteil. Leipzig. 1882.
Flemming. Beitr. z. Kenntn. d. Zelle und ihrer Lebenserscheing. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16, 1878.
Flemming. Forts. Bd. 18, Forts. Bd. 20, 1881.
Frolowa, S. Idiochromosom bei Asc. megal. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9, 1912.
Giles. On a new Sclerostome from the large intest. of mules. Repr. fr. the scientific mem. by med. offic. of the army of India. Part. VII, Calcutta 1892.
Glaue. Zur Unterscheid. von Asc. canis (muystax) u. felis. Zool. Anz. Bd. 33.
Gulick, Ad. Ueber Geschl. chromos. bei einigen Nemat. Arch f. Zellforsch. Bd. 6.
Gutherz. Zur Kenntn. d. Heterochromos. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69, 1906.
Gutherz. Ueber d. gegenw. Stand d. Heterochromos. Forsch. 1911.
Haase. Sclerost. armatum i. d. Darmwand d. Pferd. Berl. Tierärztl. Wochenschr. 1901 p. 312—313.
Häcker, V. Die Vorstad. d. Eirufung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1885.
Hertwig, O. Beitr. z. Kenntn. d. Bildung, Befrucht. u. Teil. d. tierischen Eies, 1) Abh. Morph. Jahrb. Bd. I 1875, 2) Abh. Bd. III 1877, 3) Abh. Bd. IV 1878.
Hertwig, O. Vergl. d. Ei- u. Samenbild. bei Nemat. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.
Hertwig, O. Handb. d. Entwickl.-Gesch.

Jelkmann. Ueber d. feineren Bau v. Strong. pulm. apri. Diss. Basel 1895.
Korschelt u. Heider. Lehrb. d. vergl. Entwickl. gesch. d. wirbellosen Tiere. Allg. Teil 1902.
Krabbe. Unters. üb. d. Vorkommen v. Eingeweidewürmern im Darmkanal d. Pferdes. Deutsch. Zeitschr. f. Tiermedizin. Bd. VI 1880.
Kultschitzky. Die Befrucht. vorg. bei Asc. megal. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31 1887.
Leuckart Menschl. Parasiten, Bd. I 1869, Bd. II 1876.
Leuckart. Neuere Beitr. z. Kenntn. d. Baues i. d. Lebensgesch. d. Nemat. Abh. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XIII 1887.
Lieberkühn, V. Beitr. z. Anat. d. Nemat. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855.
Looss. Die Sclerost. d. Pferde und Maulesel in Aegypten. Bact. Centrl. bl. Bd. 27 p. 150—160 u. p. 184—192.
Markus, H. Ei- und Samenreif. b. Asc. canis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
Markus, H. Ueber d. Beweglk. d. Ascarisspermien. Biol. Zentrl.Bl. Bd. 26 1906.
Martin, O. Beitr. z. Kenntn. der Verbreit. u. Entwickl. v. Sclerost. edentatum. Arch. f. w. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. 37, 1910.
Mayer, A. Zur Kenntn. d. Rhachis im Ovarium u. Hoden d. Nemat.-Zool. Anz. Bd. 30 1906.
Mayer, A. Zur Kenntn. d. Samenbildg. bei Asc. megal. Zool. Jahrb. Bd. 25 1908.
Mehlis. Isis 1831 p. 78—90. Strongylus armatus u. tetracanthus.
Meissner. Beobacht. über d. Eindringen der Samenelemente in d. Dotter. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. V 1854.
Meyer, O. Celluläre Untersuch. an Nematodeneiern. Jenenser Zeitschr. Bd. 29.
Montgomery, Th. On morphol. difference of the chromos. of Asc. meg. Arch. f. Zellforsch. Bd. II 1908.
Mulsow, K. Der Chromos. cycl. bei Ancyracanthus cystidicola. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9 1912.
Munk, H. Ueber Ei- und Samenbild. und Befrucht. bei Nemat. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 9 1858.
Nussbaum, M. Ueber d. Veränd. d. Geschl. prod. bis z. Eifruch. f. mikr. Anat. Bd. 23 1884.
Olt. Die Wanderungen d. Strong. armatus. Deutsch. tierärztl. Wochenschr. 1900.
Pöppel, E. Untersuch. über den Bau v. Strong. armatus. Diss. Leipzig 1897.
Reichert, K. B. Beitr. z. Entwickl. gesch. d. Samenkörper bei Nemat. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys. 1847.

Rudolphi, Carolo A. Historia Entozoorum 1808—1810.
Rudolphi, Carolo A. Entozoorum Synopsis. Berlin 1819.
Spemann. Zur Entwickl. d. Strong. paradoxus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 8 1895.
Scheben. Beitr. z. Kenntn. d. Spermatozoen v. Asc. megal. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 79 1905.
Schleip, W. Ueber d. Verhalten d. Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7 1911.
Schneider, A. Monographie d. Nemat. Berlin 1866.
Schneider, A. Das Ei und seine Befrucht. Breslau 1883.
Stadelmann. Ueber den Bau v. Strong. convolutus. Arch. f. Naturkunde 1892.
Sticker, A. Untersuch. über d. Bau u. d. Lebensgesch. v. Sclerost. armatum. Arch f. w. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. 27 1901.
Sticker, A. Der Aufenthalt v. Sclerost. armatum in d. Wand d. Dickdarms. Deutsche tierärztl. Wochenschr. 9. Jahrg. 1901.
Sticker, A. Die 3 Arten d. bewaffneten Palisadenwurms ibd. p. 333—336.
Ströse, A. Ueber den feineren Bau v. Strong. micrurus. Rostock 1894.
Strubell, A. Heterodera schachtii. Bibl. Zool. v. Leuckart-Chun 1888.
Struckmann. Ei u. Samenbild. u. Befrucht. v. Strong. filaria. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 22 1905.
Tretjakoff, D. Die Bild. d. Richtungskörperchen i. d. Eiern v. Asc. megal. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 65, 1905.
Willach, P. Sclerost. armatum u. tetracanthum. Zeitschr. f. w. und prakt. Tierheilkunde. Bd. 17 1891.
Willach, P. ibd. p. 340, Sclerost. apiostomum.
Zacharias, O. Neue Untersuch. über d. Kopul. d. Geschl. produkte u. d. Befrucht.-Vorgänge bei Asc. megal. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30, 1887.
Ziegler, H. E. Untersuch. über d. ersten Entwickl.-Vorgänge d. Nemat. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 60 1895.
Zürn. Tierische Parasiten, 1872.

Lebenslauf.

Ich, Kurt Kühtz, wurde am 19. I. 1888 zu Berlin geboren als Sohn des Kaufmanns Richard Kühtz und seiner Ehefrau Emilie geb. Palm und bin evangelischer Konfession. Ich besuchte das hiesige Königstädtische Realgymnasium, das ich im April 1908 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich wurde sodann an der Friedrich-Wilhelm-Universität zu Berlin immatrikuliert und studierte Naturwissenschaften, besonders Zoologie, Botanik, Geologie, Paläontologie und Chemie.

Ich besuchte dabei die Vorlesungen und praktischen Uebungen der folgenden Herren:

Branca, Brauer, E. Cassirer, Claussen, Dessoir, Engler, E. Fischer, Flügge, Foerster, Fritsch, Frobenius, Gabriel, Haberlandt, Hartmann, Hertwig, Heymons, Lasson, P. Magnus, Nernst, Plate, Poll, Reinhardt, Riehl, Runze, Ad. Schmidt, P. Straßmann, F. E. Schulze, H. A. Schwarz, Schwendener, Stremme, Volkens, H. Virchow, Wittmack.